

0-778998

На правах рукописи



ПРЯСЛОВА Юлия Петровна

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СОСТОЯНИЯ
ПОКОЯ И АСИММЕТРИЧНОГО ПОВЕДЕНИЯ
НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

03.00.08 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2009

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н.
Северцова РАН

Научный руководитель:

кандидат биологических наук,
Лямин Олег Ирикович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
Васильева Ирина Антоновна

кандидат биологических наук,
доцент
Орлов Олег Леонидович

Ведущая организация: Уральский государственный университет имени
А.М. Горького

Защита состоится 13 октября 2009 г. в 14⁰⁰ часов на заседании
диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и
животных УрО РАН по адресу:

620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Факс: 8 (343) 260-82-56; адрес сайта Института: <http://www.ipae.uran.ru>

E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии
растений и животных УрО РАН.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КГУ



0000641725

Автореферат разослан «10» сентября 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Золотарева Н.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Переход к водному или полуводному образу жизни существенно отразился на поведении представителей двух отрядов млекопитающих – китообразных и ластоногих. Несмотря на то, что их изучению посвящено немало научных работ, многие аспекты физиологических и поведенческих адаптаций этих животных остаются не изученными, что связано главным образом со сложностью исследований в их естественной среде обитания, поэтому в ряде случаев единственным возможным способом является изучение этих животных в условиях неволи. Одной из наиболее важных характеристик поведения любого животного является суточное количество активности и покоя. Характерная особенность всех исследованных китообразных – это так называемый «однополушарный» сон. Суть этого явления состоит в том, что состояние медленноволнового сна (МС) развивается у них не одновременно во всем мозге (как у наземных млекопитающих), а по очереди в двух полушариях [Mukhametov et al., 1977]. Исследования также показали, что китообразные могут спать во время плавания, закрывая только один глаз. Еще одна особенность сна дельфинов – это отсутствие парадоксального сна (ПС) в той форме, в какой он существует у всех наземных млекопитающих, включая человека. Однако формирование сна у дельфинов в онтогенезе изучено не было. Проведение электрофизиологических исследований на детенышах китообразных не возможно, поэтому только визуальные наблюдения могут помочь в решении этого вопроса. Ранее отмечался высокий уровень активности у дельфинов матерей и их детенышей в первое время после родов [Gnone, 2001, 2006; Sekiguchi, 2003, 2006; Mann, 1999], но изучение не проводилось. Подробное изучение этого аспекта поведения дельфинов актуально также в связи с высокой младенческой смертностью у афалин [Small, 1995; Hersh, 1990]. Не менее важным является изучение поведенческих проявлений сна и суточной активности у представителей отряда ластоногие, в связи с их приспособлением к жизни в двух средах – на суше и в воде. Электроэнцефалографические (ЭЭГ) исследования [Лямин, 1998; Mukhametov, 1985] показали, что на суше ушастые тюлени спят главным образом билатерально, как наземные млекопитающие (медленные волны ЭЭГ развиваются синхронно в двух полушариях), а в воде – «асимметрично» (асимметричное развитие волн ЭЭГ в разных полушариях), что напоминает однополушарный сон дельфинов. У котиков, как и дельфинов,

регистрируются эпизоды одностороннего закрывания глаз, но соотношение таких эпизодов с глубиной сна в двух полушариях никогда не исследовалось. Сон у настоящих тюленей всегда билатерально симметричный. Моржи – представители третьего семейства ластоногих. Состояния покоя и сна до этого у них не исследовались.

Другой важный вопрос - это проявление двигательной и сенсорной асимметрий у морских млекопитающих и возможная ее связь с уникальными особенностями их сна. Эти асимметрии – проявление функциональной асимметрии мозга, которая детально исследована у наземных животных, но остается мало изученной у морских млекопитающих.

Цель и задачи исследования. Основной целью данной работы было экспериментальное изучение особенностей поведенческого сна у детенышей афалин и их матерей (*Tursiops truncatus*), у моржей (*Odobenus rosmarus*) и северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*), а также латерализованного (асимметричного) поведения этих видов в условиях неволи. Задачи исследования состояли в следующем:

1. Охарактеризовать особенности суточной активности и исследовать признаки состояния покоя у дельфинов-афалин матерей и их детенышей;
2. Изучить особенности суточной активности и состояния покоя в воде и на суше у моржей;
3. Исследовать поведенческие (двигательные и сенсорные) асимметрии детенышей афалин и их матерей, моржей и северных морских котиков;
4. Исследовать соотношение между асимметричным состоянием глаз и сном у северных морских котиков.

Научная новизна, теоретическая и практическая значимость. В данной работе впервые детально исследованы поведенческие признаки покоя и сна у детенышей дельфинов-афалин и их матерей, а также у моржей. Экспериментальная часть работы посвящена изучению нескольких типов латерализованного поведения: двигательный тип – направленное круговое плавание у афалин матерей и детенышей, северных морских котиков и моржей, асимметричная поза покоя на воде и вращательные движения в этой позе у северных морских котиков; сенсорный тип – корреляция между состоянием глаз и асимметричным медленноволновым сном у северных морских котиков. Данные исследования носят не только фундаментальный характер (особенности состояния покоя и сна, проблема функциональной асимметрии), но и важны для

улучшения условий содержания морских млекопитающих в океанариумах и морских парках (уменьшения нежелательных двигательных стереотипов и стрессоподобных состояний) и использования этих животных в интересах человека. С другой стороны, изучение особенностей покоя и сна могут иметь потенциальное значение для медицины, в частности – для сомнологии.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. С первых часов жизни дельфины-афалины матери и их детеныши плавают практически 24 часа в сутки в течение как минимум нескольких недель после родов, и при этом постоянно визуально контролируют положение друг друга. В это время сон у матерей и детенышей может протекать только во время плавания и, по-видимому, фрагментирован (разбит на эпизоды). Такое поведение не характерно для других взрослых дельфинов, находящихся в сходных условиях. Эти онтогенетические особенности сна афалин (возможно, и других китообразных) не характерны для наземных млекопитающих.

2. Сон моржей в воде напоминает сон настоящих тюленей (неподвижность, прерывистый характер дыхания, поза на поверхности воды и под водой), а на суше - сон ушастых тюленей (регулярность паттерна дыхания). Особый интерес представляют данные по чередованию периодов активности и покоя у моржей.

3. Для дельфинов-афалин, морских котиков и моржей характерна высокая степень индивидуального предпочтения в направлении кругового плавания - одного из типов «активного» латерализованного поведения. Важно, что степень латерализации у морских млекопитающих значительно выше, чем у наземных млекопитающих. С другой стороны, при изучении другого вида двигательной асимметрии у котиков – поза сна на боку, не было выявлено предпочтения: котики спали на левом и правом боку одно и то же время, что связано с равными потребностями двух полушарий мозга во сне.

4. У морских котиков существует связь между межполушарной асимметрией ЭЭГ (однополушарным сном) и односторонним закрытием глаза во время сна. Ранее такая связь была показана у китообразных и птиц.

Апробация. Материалы диссертации были представлены на 7^й конференции по биологической психиатрии «Стресс и поведение» (Москва, 2003); на 33^й и 34^й Ежегодном симпозиуме Европейской ассоциации морских млекопитающих (Нидерланды, 2005; Италия, 2006); 16^й и 17^й Международной конференции по биологии морских млекопитающих (Сан-Диего, США, 2005;

Кейптаун, Южная Африка, 2007); на 3^й и 4^й Международной школе-конференции “Сон - окно в мир бодрствования” (Ростов-на-Дону, 2005; Москва, 2007); на 4^й и 6^й Международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Санкт-Петербург, 2006; Одесса, Украина, 2008) и на 1^м Международном семинаре по исследованию белухи, ее содержанию и менеджменту в природе и неволе (Валенсия, 2007). Диссертация апробирована на межлабораторном коллоквиуме ИПЭЭ имени А.Н. Северцова РАН.

Публикации. По результатам этого исследования опубликовано 17 печатных работ, в том числе в 4 изданиях, рекомендованных ВАК РФ (Nature; Physiology and Behavior; Behavioural Brain Research; Доклады Академии Наук).

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 129 страницах, содержит 23 рисунка и 21 таблицу. Работа состоит из введения, 5 глав, обсуждения, выводов и списка литературы, который содержит 216 источников: 37 на русском языке и 179 на английском языке.

Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1 Функциональные асимметрии головного мозга. В этом разделе описаны имеющиеся данные в области латерализации поведения у различных видов млекопитающих, в том числе у китообразных и ластоногих.

1.2 Сон. Определение и структура сна. В разделе рассматриваются критерии выделения состояния сна у позвоночных животных. Описаны общие признаки и структура сна, а также сходства и различия его характеристик у различных видов животных. Подробно описан однополушарный и асимметричный сон водных и полуводных млекопитающих и птиц, выделены его функциональные значения.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использовались два метода: 1) круглосуточные визуальные наблюдения за поведением афалин, северных морских котиков и моржей, 2) ЭЭГ исследование сна у северных морских котиков параллельно с видеозаписью их поведения. Наблюдения за парой У афалин матерью и детенышем, за 22 котиками и 8 моржами проводили на Утришской морской станции ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. За остальными афалинами - в филиалах «Утришского дельфинария» г. Ростов – пара Р и г. Геленджик – пары Г1 и Г2 и 3 взрослых дельфина без детенышей (2 самки и 1 самец). Поведение животных записывалось при помощи нескольких инфракрасных видеокамер и анализировалось в 1-мин эпохах анализа; учитывались интенсивность,

направление и траектория передвижения животных в бассейне, характерные позы. Регистрировалось поведение, длившееся более 50% эпохи анализа. На основании этих критериев были выделены типы поведения, оценен бюджет времени и выделены функциональные состояния (бодрствование и покой, или поведенческий сон). При выделении стадий сна у моржей использовали общепринятые признаки спокойного сна (относительная неподвижность, закрытые или прикрытые глаза) и парадоксального сна (ПС) (мышечные подергивания вибрисс, морды, лап и всего тела, быстрые движения глаз, видимое снижение тонуса скелетной мускулатуры). Дыхание афалин и моржей регистрировали в реальном времени. Состояния глаз у афалин регистрировали непосредственно на месте наблюдения, у котиков – просматривая видеозаписи; выделяли 3 состояния – открыт, прикрыт и закрыт. Анализ данных проводился с помощью пакета статистической обработки MS Excel (описательная статистика, дисперсионный и корреляционный анализ, парный Т-тест).

2.1 Афалины. Дельфинов содержали в бассейнах, объемом 600-850 м³. Наблюдения проводились с первых часов после рождения детенышей до их 2-13-месячного возраста. Также была сделана видеозапись поведения самки Г2 за 2 месяца до родов, двух взрослых небеременных самок и одного взрослого самца. Всего было проанализировано 470 ч видеонаблюдений. В поведении выделяли: активное плавание (АП), круговое плавание (КП) и покой на поверхности воды (П). Регистрация состояния глаз у двух пар мать и детеныш велась во время КП с первой недели после родов до 3-мес возраста детеныша в интервале времени 05:00-22:00 (пара У) и 22:00-07:00 (пара Г2). Состояние двух глаз всего было отмечено 870 раз у детеныша У (35 раз/ч) и 600 раз у матери У (44 раз/ч), 1140 раз у детеныша Г2 (72 раз/ч) и 1570 раз у матери Г2 (50 раз/ч).

2.2 Северные морские котики. Котиков содержали в бассейне 4х4х1.5 м с морской водой. Было проведено 19 фоновых экспериментов, 4 эксперимента, когда 8 котиков содержали по два в одном бассейне. 3 котикам временно закрывали один глаз: одной самке - левый глаз, второй самке - по очереди правый глаз, потом левый, самцу - правый глаз. При анализе поведения выделяли: активное хаотичное плавание (АХП), чистка (Ч), круговое плавание (КП) и покой (П). У 3 котиков регистрировали ЭЭГ коры двух полушарий и состояние глаз. Записи ЭЭГ стадируют в 20-с эпохах анализа, выделяя стадии бодрствования, медленноволнового сна (МС) и парадоксального сна (ПС).

2.3 Тихоокеанские моржи. Моржей содержали в бассейне 4x4x1.5 м с морской водой и помостом 1x1 м². Всего было проведено 10 экспериментов: 4 – при свободном доступе к суше и воде, 6 – в воде (без помоста). При анализе поведения выделяли: активное бодрствование (АБ), спокойное бодрствование (СБ) и покой (П). А также были выделены циклы сна по количеству следовавших друг за другом эпох анализа.

Глава 3. ДЕЛЬФИНЫ АФАЛИНЫ МАТЕРИ И ИХ ДЕТЕНЬШИ

3.1 Суточная активность. По нашим наблюдениям взрослые дельфины без детенышей (3 самки и самец) отдыхали, зависая на поверхности воды, в среднем 51.7-73.0% ночного времени (22:00-7:00). Однако дельфины матери и их детеныши в течение как минимум 2 месяцев после родов плавали

Дельфины	АП	КП	П
4 матери			
<1 недели	10.6±6.2	89.2±6.4	0.2±0.2
1-2 недели	9.9±4.9	88.8±6.3	1.3±1.3
2-4 недели	13.1±5.4	85.1±6.1	1.8±0.8
4-8 недель	14.1±0	85.6±0	0.3±0
> 8 недель	16.1±8.2	72.5±10.9	11.4±5.9
4 детеныша			
<1 недели	15.7±8	84.2±8.1	0±0
1-2 недели	16.1±11.2	83.9±11.2	0±0
2-4 недели	19.9±6.2	80±6.2	0.1±0.1
4-8 недель	16.5±0	83.5±0	0±0
> 8 недель	31.3±15.4	66.7±16.1	2±1.1
3 самки и 1 самец	28.8±1.1	8.1±4.1	63.1±4.9

практически постоянно (табл.1).

Таблица 1 - Количество трех форм поведения у дельфинов матерей и их детенышей и четырех взрослых дельфинов

Примечание - Данные показаны в процентах от ночного времени наблюдений как среднее ± ошибка измерений за период. АП – активное плавание, КП – круговое плавание, П – покой.

Эпизоды зависания, особенно у детенышей, были короткими и редкими, а спать они могли только во время плавания.

3.2 Характеристики дыхания. В первые недели после родов матери и детеныши всплывали для дыхания синхронно (87-90% всплытий) и регулярно (в среднем с интервалом 20-30 с). Затем, вначале у матерей (на 2-3 неделе после родов), а потом и у детенышей (не менее чем через 2 мес.) дыхание становилось реже и менее регулярным с чередованием задержек дыхания и периодов учащенного дыхания, характерным для взрослых дельфинов.

3.3 Состояние глаз у дельфинов матерей и их детенышей. Во время КП дельфины матери всплывали и плавали у поверхности воды в 90-98% случаев с двумя открытыми глазами (рис. 1, верхние графики, самки У и Г2), и иногда прикрывали один глаз. Детенышей также чаще наблюдали с двумя открытыми глазами (рис. 1, нижние графики, детеныши У и Г2), но процент

всплывтий с одним прикрытым или закрытым глазом у них был выше, особенно у детеныша Г2, причем с возрастом эта цифра увеличивалась.

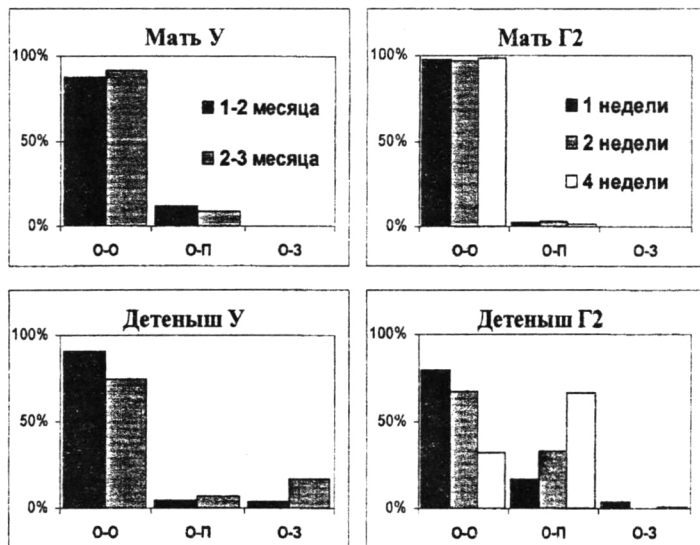


Рисунок 1 - Состояние двух глаз у дельфинов матерей и их детенышей (пары У и Г2) в разные возрастные периоды

Данные показаны в процентах от общего числа наблюдений для каждого периода наблюдений. По оси X - состояния двух глаз: О-О - оба глаза открыты, О-П и О-З - один глаз открыт, другой прикрыт

или закрыт. По оси Y - % от числа наблюдений.

Различий между состояниями левого и правого глаз не было как у матерей (однофакторный анализ ANOVA, мать У: $F_{1,2}=1.81$, $p=0.31$, мать Г2: $F_{1,2}=3.45$, $p=0.14$), так и у их детенышей (детеныш У: $F_{1,2}=5.75$, $p=0.14$, детеныш Г2: $F_{1,2}=7.71$, $p=0.54$) в течение всех периодов наблюдений. Этот факт показывает на отсутствие асимметрии в состоянии левого и правого глаза у матерей и детенышей во время всплывтий. В течение всего периода наблюдений ни матери, ни их детеныши во время КП не закрывали оба глаза одновременно.

3.4 Состояние глаз и положение детеныша возле матери. Состояние глаз у детенышей дельфинов во время КП менялось в зависимости от их положения возле матери так, что глаз направленный на мать был открыт чаще, чем глаз направленный в противоположную сторону (табл. 2). В остальных случаях глаз, направленный не на мать, был в прикрытом (в среднем 5% случаев у детеныша У и 36% у детеныша Г2) или закрытом состоянии (12% и 1% случаев у детеныша У и Г2, соответственно). Различия в состоянии двух глаз были значимы по фактору «направление» (на мать и в противоположную сторону; двухфакторный анализ ANOVA, $F_{1,4}=7.72$, $p=0.05$), но различия между состояниями правого и левого глаз отсутствовали ($F_{1,4}=0.02$, $p=0.89$). У матерей

в большинстве случаев оба глаза были открыты. Различия в состоянии глаз у них не были значимыми (по фактору «направление»: $F_{1,4}=0.74$, $p=0.43$; «глаз»: $F_{1,4}=1.07$, $p=0.35$). Таким образом, матери и детеныши постоянно визуально контролировали свое положение относительно друг друга и во время бодрствования, и во время сна, который мог протекать только на фоне КП.

Таблица 2 - Состояния глаз у дельфинов матерей и их детенышей в зависимости от положения и от возраста детенышей

Пара мать/ детеныш	Детеныши				Матери			
	глаз направлен на мать		глаз направлен в другую сторону		глаз направлен на детеныша		глаз направлен в другую сторону	
	правый	левый	правый	левый	правый	левый	правый	левый
Пара Г2								
2-4 дня	100% (412)	99% (753)	90% (605)	60% (321)	98% (548)	99% (371)	96% (348)	100% (883)
2-я неделя	100% (450)	100% (490)	79% (424)	55% (429)	100% (321)	100% (477)	95% (307)	100% (610)
5-я неделя	99% (399)	99% (256)	42% (404)	35% (253)	100% (148)	100% (179)	99% (163)	95% (65)
Средн.(n=3)	100±0%	99±0%	70±15%	50±8%	99±1%	100±0%	97±1%	98±2%
Пара У								
3-4 недели	95% (137)	97% (219)	88% (206)	93% (235)	98% (221)	96% (165)	94% (164)	90% (222)
7-10 недель	91% (227)	97% (256)	68% (227)	81% (311)	97% (323)	95% (312)	96% (329)	92% (321)
Средн.(n=2)	93±2%	97±0%	78±10%	87±6%	98±1%	96±1%	95±1%	91±1%

Примечание - Данные представлены как количество случаев в % от общего числа наблюдений (указано в скобках) для каждого возраста детеныша, а также даны средние значения ± ошибка измерений за весь период наблюдений.

3.5 Латерализованное поведение дельфинов. Все изученные матери с детенышами, как и остальные взрослые дельфины, плавали по кругу в направлении против часовой стрелки в среднем $91.8 \pm 2.4\%$ (матери) и $92.8 \pm 1.7\%$ (детеныши) времени КП с первых часов после родов.

Глава 4. СЕВЕРНЫЕ МОРСКИЕ КОТИКИ

4.1 Суточная активность. Среднее суточное количество выделенных типов поведения у 19 котиков было следующим: АХП - $16.5 \pm 0.4\%$, КП - $32.0 \pm 7.5\%$, Ч - $20.2 \pm 2.9\%$, П - $31.3 \pm 3.8\%$ времени суток. Различия между самцами и самками не были статистически значимыми (критерий Стьюдента, $p > 0.05$). Температурные условия влияли на поведение котиков, увеличивая продолжительность активного поведения (АХП, Ч и КП) и снижая количество П при значении температуры воздуха и воды ниже 10°C . При температуре воды выше 10°C количество всех типов поведения сильно варьировало.

4.2 Особенности состояния покоя в воде. Периоды П регистрировались круглосуточно кроме времени утреннего (7:00-8:00) и вечернего (17:00-18:00) кормления и смены воды в бассейне. В среднем на ночной и дневной П приходилось $66.6 \pm 4.2\%$ и $33.4 \pm 4.2\%$ от общего количества П, соответственно (парный Т-тест, $p=0.001$). В воде котики отдыхали и спали лежа на поверхности на боку или в позе «кольца», поддерживая два задних и один передний ласт над водой и совершая гребковые движения вторым передним ластом, реже - лежа на животе или на спине. В позе «кольца» котики отдыхали в среднем $86.7 \pm 3.7\%$ от количества всего П и на боку $11.6 \pm 3.4\%$. Температурные условия не влияли на количество П в позе «кольца» (когда в воде находится 1 ласт) и на боку, на спине и на животе (когда в воде находятся все 4 лапы) ($R_{xy}=0.37$ и 0.03 , для температуры воды и воздуха; $p>0.05$).

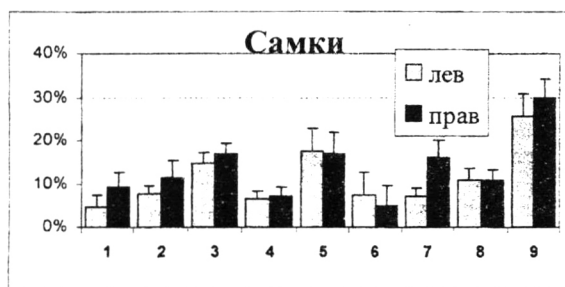
У 5 котиков (26%) было зарегистрировано по 1-2 (в сумме 7) периодов практически непрерывной активности длительностью более суток (в среднем 35.6 ± 2.5 ч, 26-44 ч), когда отсутствовали признаки П.

4.3 Латерализованное поведение морских котиков

4.3.1 Поза покоя на правой и левой стороне. Основная поза П котиков в воде в «кольце» или на боку характеризовалась резко выраженной моторной асимметрией. Чередование эпизодов П на правой и левой стороне, длительностью от 1 мин до 7-8 ч, происходило в среднем в 58% случаев. Количество П на каждой стороне могло сильно варьировать в отдельных сутках, но в среднем по всем дням (кроме самца 4, парный Т-тест, $p=0.04$) значимых различий в количестве П на правой и левой стороне не было (рис. 2). Таким образом, у котиков во время П не было выявлено предпочтения между количеством П на правой или левой сторонах и в длительности отдельных эпизодов П (Т-тест, $p>0.05$).

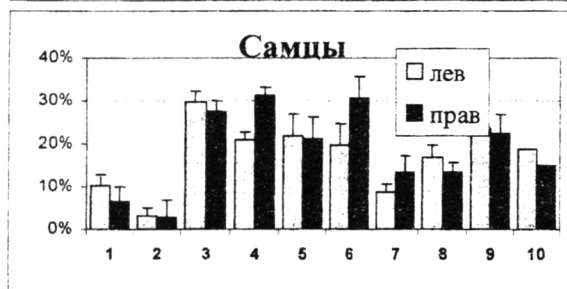
4.3.2 Направление кругового плавания. Из 19 морских котиков 13 (или 68%) плавали по кругу в одном направлении (по или против часовой стрелки) более 99% времени всего КП. По кругу плавали 7 самок (или 78%) и 6 самцов (или 60%). 5 котиков (38% всех котиков) плавали преимущественно по часовой стрелке и 8 (62%) – против. На популяционном уровне у данной группы котиков не было предпочтения в направлении плавания (Биноминальный тест, $p=0.16>0.05$). Однако самцы плавали только против часовой стрелки ($p=0.02<0.05$), у самок не было выявлено статистически значимого

предпочтения (Биноминальный тест, $p=0.16>0.05$); различия между самцами и



самками были значимыми (тест Фишера, $p<0.03$).

Рисунок 2 -
Количество покоя на левой (лев) и правой (прав) стороне у 9 самок и 10 самцов морских котиков



Данные для каждого котика представлены в процентах от времени суток как среднее \pm ошибка измерения за весь период наблюдений (4-13 дней у разных котов). По оси Y - % времени суток, по оси X - порядковые номера самок и самцов.

4.3.3 Влияние временного закрывания одного глаза на соотношение покоя на правой и на левой стороне и на направление кругового плавания.

Трем котикам временно закрывали один глаз. Закрывание одного глаза приводило в первые сутки к исчезновению П на стороне закрытого глаза (ANOVA, фактор «закрывание глаза», $p<0.001$), но различий в среднем количестве П на стороне открытого и закрытого глаза не было (ANOVA, фактор «сторона», $p=0.44$). В среднем за 4 дня наблюдаемое снижение общего количества П и П на стороне закрытого глаза по сравнению с фоновыми наблюдениями не достигло статистической значимости ($p=0.063$). Таким образом, закрывание одного глаза могло иметь как кратковременный (первый день), так и долговременный эффект (4 дня), влияя на количество и на латерализацию П. На направление КП закрывание одного глаза не влияло, независимо от того, в какую сторону был направлен закрытый глаз – внутрь или наружу круговой траектории.

4.3.4 Сравнение латерализованного поведения котиков при одиночном и парном содержании. В 4 случаях, когда котиков содержали вначале по одному, а затем по два, значимых различий в количестве П на правой или левой стороне и в общем количестве П, при одиночном и парном

содержании не было (парный Т-тест, весь П $p=0.66$, П на левой стороне $p=0.28$, П на правой стороне $p=0.42$). При содержании вместе двух котиков, первоначально плавающих в противоположных направлениях, они не изменили своего направления плавания. При содержании вместе двух котиков, первоначально плавающих против часовой стрелки, они также продолжали плавать против часовой стрелки. Наконец, при содержании двух котиков, один из которых не плавал по кругу, а второй плавал по часовой стрелке или против, не плавающие по кругу так и не начали плавать, а плавающие сохранили предпочтение в направлении плавания. Таким образом, присутствие второго котика не влияло на направление КП у всех животных. Кроме того, предпочтение одного котика плавать по кругу в одном направлении не приводило к появлению КП у не плавающего по кругу котика.

4.3.5 Вращение во время покоя в позе кольца. Котики в состоянии П в позе «кольца» 17-72% времени П вращались в направлении по или против часовой стрелки. У 3 из 4 котиков наблюдалась тенденция во время П на левой стороне поворачиваться против часовой стрелки (99-100% времени вращения), а во время П на правой стороне - по часовой стрелке (>94% времени вращения). У одной самки эта тенденция не подтвердилась.

4.4 Состояние глаз и межполушарная асимметрия ЭЭГ. У всех трех котиков во время бодрствования оба глаза были преимущественно открыты. Во время высокоамплитудного билатерально симметричного МС оба глаза были плотно закрыты или реже прикрыты, состояния правого и левого глаза при этом не отличались (кот 1: $\chi^2=0.96$, $df=2$; $p>0.1$; кот 2: $\chi^2=5.69$, $df=2$; $p>0.05$; кот 3: $\chi^2=2.84$, $df=2$, $p>0.05$). Во время низкоамплитудного билатерального МС правый и левый глаз были прикрыты или закрыты, различий между состояниями двух глаз не было (кот 1: $\chi^2=3.83$, $df=2$, $p>0.05$; кот 2: $\chi^2=12.9$; $df=2$; кот 3: $\chi^2=4.83$, $df=2$, $p>0.05$). Во время МС в правом полушарии левый (контралатеральный спящему полушарию) глаз был закрыт 85% времени, тогда как правый глаз (ипсилатеральный) мог быть в любом состоянии. При этом различия между состояниями двух глаз были достоверны (кот 1: $p=0.001$; $\chi^2=72.01$; $df=2$; $p<<0.001$; кот 2: $\chi^2=72.01$, $df=2$, $p<0.05$; кот 3: $\chi^2=118.3$, $df=2$, $p<0.001$). Во время МС в левом полушарии, наоборот, правый глаз был закрыт 80% времени, а левый глаз - приоткрыт (60% времени), а иногда и открыт. Различия также были статистически значимы (кот 1: $\chi^2=95.1$; $df=2$; $p<<0.001$, кот 2: $\chi^2=95.11$, $df=2$, $p<0.001$, кот 3: нет данных). Таким образом, у всех 3 котиков наблюдалась

корреляция между более глубоко спящим полушарием во время асимметричного МС и состоянием контралатерального глаза. В тоже время, у котиков отсутствовала связь между состоянием глаза и глубиной сна в ипсилатеральном полушарии во время асимметричного МС.

Глава 5. ТИХООКЕАНСКИЕ МОРЖИ

5.1 Суточная активность. Среднее количество 3 форм поведения у 4 моржей было: АБ - $74.7 \pm 4.0\%$, СБ - $8.7 \pm 1.0\%$ и П - $16.7 \pm 3.8\%$ времени суток. Причем, МЗ и М4, содержащиеся в бассейнах большего размера, на 15-20% времени суток были более активны и меньше отдыхали. В зависимости от температурных условий у моржей наблюдались изменения в поведении, однако они не были достоверны ($p > 0.05$). У всех моржей, особенно у МЗ и М4, количество П и бодрствования значительно варьировало от суток к суткам (рис. 3). Так, МЗ плавал практически 24 часа в сутки в течение 6 из 11 дней наблюдений, а М4 – в течение 3 дней из 6. Во время таких периодов моржи находились в воде в среднем $93 \pm 1\%$ (МЗ) и $97 \pm 1\%$ (М4) времени суток. У М1 и М2 состояние П регистрировалось в течение всех дней наблюдений (8.6- 40.8% времени суток). По количеству последовательных часовых интервалов у моржей были выделены по 4-6 периодов времени, проведенного в воде, средней длительностью от 17.7 ± 5.3 ч (М2, $n=6$) до 55.5 ± 18.2 ч (МЗ, $n=4$), и 3-6 периодов на суше, длительностью 2-19 ч, максимальный период был у МЗ, у которого наблюдался и самый продолжительный период «в воде». Средняя длительность периодов у разных моржей не отличалась. Таким образом, моржи могли длительное время активно плавать, практически не останавливаясь для отдыха, а суточное количество П могло сильно варьировать.

5.2 Выделения стадий покоя и циклы сна на суше. У моржей МЗ и М4 состояние П делили на спокойный сон (СС1-поверхностный и СС2-глубокий - состояние полной неподвижности с двумя закрытыми глазами) и парадоксальный сон (ПС). На стадию СС2 приходилось в среднем $51.9 \pm 6.2\%$ от количества П на суше у МЗ и $52.2 \pm 10.8\%$ у М4. ПС занимал $8.1 \pm 1.8\%$ (МЗ) и $3.7 \pm 3.7\%$ (М4) времени П на суше. Эпизоды СС1 у МЗ и М4 длились 3.2 ± 0.2 и 1.7 ± 0.1 мин, СС2: 2.2 ± 0.1 и 2.8 ± 0.3 мин, ПС - 91 ± 11 и 56 ± 7 с. Большинство эпизодов ПС были короче 1 мин и регистрировались после эпизодов СС1 и СС2. Такая последовательность была определена как цикл сна, если не прерывалась эпизодами бодрствования длительностью более 2 мин. Всего было выделено 20 циклов у МЗ и 14 – у М4. Таким образом, у моржей на суше

наблюдалась характерное для млекопитающих чередование эпизодов МС разной глубины с эпизодами ПС.

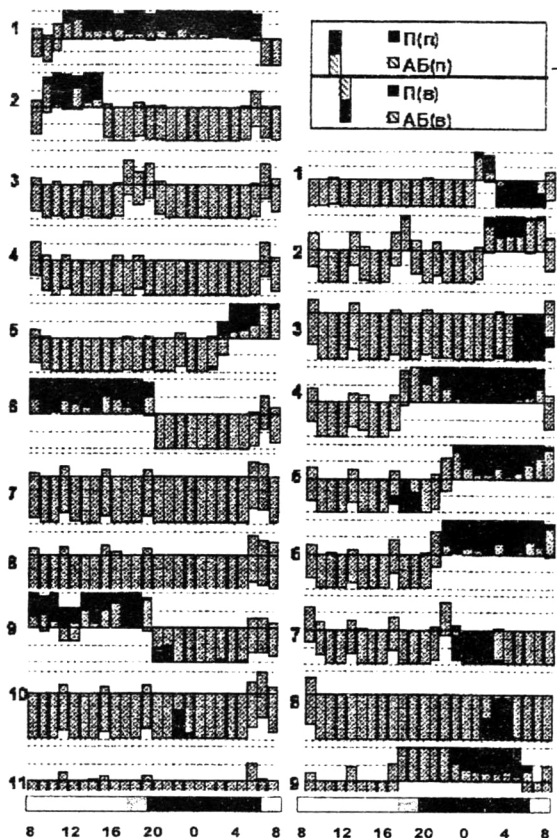


Рисунок 3 - Профиль суточной активности моржей МЗ (справа) и М1 (слева)

Над осью Х - время, проведенное на суше, под осью Х - в воде, темные столбцы - количество АБ за час в минутах, серые - количество П мин/ч. По оси У - количество минут за час. Номера возле диаграмм - порядковый номер дня наблюдений. Нижние диаграммы обозначают светлое время суток (белым), темное время (черным) и утренние и вечерние часы (серым). Обозначения: П(п) и АБ(п) - покой и активное бодрствование на суше, П(в) и АБ(в) - покой и активное бодрствование в воде.

5.3. Особенности состояния покоя в воде. Когда моржей МЗ на 3 дня и М4 на 5 дней лишили возможности выходить на сушу, оба моржа более 92% времени были активны и в основном плавали по кругу. Состояние П у М4 было представлено только короткими (в среднем 42 ± 9 с, до 160 с, $n=21$) залеганиями на дно на одной дыхательной паузе на фоне КП в течение 3 ночей, и в сумме занимали всего $0.2 \pm 0.2\%$ времени наблюдений. Эпизоды ПС в это время не наблюдались. У МЗ на состояние П приходилось в среднем $7.7 \pm 6.0\%$ времени, а непосредственно на стадию ПС - всего $0.3 \pm 0.3\%$ времени. П протекал в трех позах: дрейфуя на поверхности воды, залегая на дно или стоя у стенки бассейна (задними лапами опирался на дно, и мордой - на стенку бассейна). Средняя

длительность эпизодов П была: 14 мин – стоя, 6 мин – на поверхности, 1.5 мин – на дне бассейна. В позе стоя у стенки 13 из 15 эпизодов П заканчивались ПС, длительностью 47 ± 10 с (6-118 с). П на поверхности воды только в 3 из 9 случаев заканчивался стадией ПС, длительностью 30 ± 9 с (15-47 с). Во время П на дне бассейна признаки ПС также не наблюдались. В целом, П в воде у моржей характеризовался неподвижностью и мог протекать в 3 разных позах.

5.4 Характеристики дыхания. Во время П на помосте МЗ и М4 дышали регулярно с интервалом 9.1 ± 0.2 с и 15.4 ± 0.4 с, соответственно. Эпизоды ПС характеризовались нерегулярным дыханием с интервалом 16.2 ± 2.6 (МЗ) и 19.9 ± 1.3 с (М4). Максимальная дыхательная пауза у МЗ была 157 с, у М4 – 91 с. Различия в распределении дыхательных пауз во время ПС и СС у обоих моржей были статистически значимы (χ^2 тест, $p < 0.001$). Во время эпизодов П в воде дыхание МЗ, стоя на дне у стенки бассейна, представляло собой чередование коротких (< 30 с; в среднем 10 ± 1 с, $n=31$) и длинных (30-150 с; в среднем 67 ± 7 с, $n=24$) дыхательных пауз. Во время П на поверхности воды также происходило чередование коротких (11 ± 3 с, $n=7$) и длительных до 166 с (92 ± 22 с, $n=5$) пауз. Все эпизоды ПС в воде протекали на одной дыхательной паузе. Во время КП дыхание было регулярным с интервалом 7.8 ± 0.3 с (МЗ) и 14.0 ± 0.3 с (М4) (тест Фишера - сравнение дыхательных пауз во время КП, П и ПС, $p < 0.001$).

5.5 Латерализованное поведение. Из 8 моржей 6 (75% моржей) плавали по кругу в одном направлении более 99% времени плавания. Три моржа плавали против часовой стрелки и три – по часовой стрелке. Оба самца плавали только по часовой стрелке. Из 4 самок одна плавала по часовой стрелке и 3 – против. Таким образом, у плавающих по кругу моржей наблюдалось индивидуальное предпочтение в направлении плавания, причем самцы плавали только по часовой стрелке, а самки - в обоих направлениях.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что китообразные могут спать во время зависания на поверхности воды, медленного стереотипного плавания и залегания на дно [Мухаметов, 1985; Lyamin, 2005]. Однако в неволе взрослые афалины для отдыха чаще зависают на поверхности воды [Mukhametov, 1994; Lyamin, 1999; Sekiguchi, 2003; Manger, 2004]. Асимметричное состояние глаз у взрослых афалин является индикатором сна с вероятностью 80% [Lyamin, 2002; 2004; 2008]. Тот факт, что матери и их детеныши в наших исследованиях постоянно плавали, проявляли высокий уровень бдительности, всплывали для дыхания

каждые 20-30 с, причем, чаще с двумя открытыми глазами, указывает на фрагментированность их сна [Pryaslova, 2005; Continuous activity..., 2005; Behavioral aspects..., 2007]. Такая особенность состояния покоя и сна, во-первых, отличает их от остальных взрослых дельфинов, содержащихся в аналогичных условиях, непрерывные эпизоды сна которых могут продолжаться более часа [Lyamin, 2008], во-вторых, указывает на отличительные особенности онтогенетического развития дельфинов по сравнению с наземными млекопитающими, у детенышей которых количество сна максимально при рождении и снижается по мере взросления [Tobler, 1995].

По нашим наблюдениям в течение нескольких последовательных суток моржи и котики могли длительное время обходиться без сна. Известно, что изученные наземные млекопитающие спят каждый день, а коэффициенты вариации в количестве сна в течение нескольких суток у них не высокие (у слонов 8-39% [Tobler, 1992], 4-14% у макак [Daley, 2006]). У моржей эти коэффициенты были значительно выше (48-137%) [Pryaslova, 2006; Behavioral sleep..., 2009]. Периоды непрерывной активности могли длиться до 84 ч. Характер плавания в такие периоды и частота всплытий опровергают возможность моржей спать во время плавания, как это делают дельфины. У многих млекопитающих наблюдаются сезонные изменения в поведении и физиологическом состоянии, вызванные фотопериодизацией и изменениями температуры окружающей среды. Например, приматы, хомяки и слоны [Tobler, 1992; Walker, 1980; Barre, 1988] спят в зимнее время больше, чем летом. Поведение моржей не зависело от изменений температурных условий, значит, наблюдаемые у них чередования периодов активности и П могли быть обусловлены сезонными изменениями, так как в природе они совершают регулярные миграции [Kastellein, 2002]. Однако, в отличие от наземных млекопитающих, у которых во время миграций может происходить уменьшение количества сна или его перераспределение, моржи могли долгое время обходиться без сна. У котиков периоды постоянного плавания достигали 26-44 ч. Количество П у них было минимальным в «миграционный» период (конец осени – начало весны, [Владимиров, 1998]), при температуре воды менее 10°C, и максимальным в «лежбищный» период, когда температура воды была значительно выше. Плавание сопровождалось более интенсивным термогенезом, чем во время П, поэтому увеличение количества КП и сокращение количества П препятствовало их переохлаждению. Следовательно,

у котиков поведение зависело от двух связанных между собой факторов (изменение температуры и смена естественных периодов). Во время миграций котики и моржи, вынуждены спать в воде, поэтому увеличение вариации количества сна и способность обходиться низким количеством П являются одной из их приспособительных особенностей.

У моржей во время спокойного сна на суше дыхание было регулярным, как у ушастых тюленей, а во время периодов ПС - наблюдалось чередование апноэ и периодов гипервентиляции, однако максимальные задержки дыхания были меньше, чем у настоящих тюленей [Прясллова, 2005; Sleep..., 2006; Study..., 2008]. В воде моржи спали меньше, чем на суше, похожая ситуация наблюдается у северных морских котиков [Лямин, 1998]. П в воде у моржей протекал всегда неподвижно, а дыхание представляло собой характерное для настоящих тюленей чередование апноэ и периодов гипервентиляции. Таким образом, П на суше у моржей имеет признаки этого состояния, характерные для ушастых тюленей, а в воде – признаки покоя настоящих тюленей. Такое сходство в первом случае можно объяснить общей линией происхождения ушастых тюленей и моржей, а во втором – сходными условиями обитания моржей и настоящих тюленей [Kastellein, 2002].

Латерализованное поведение у морских животных (особенно у ластоногих) мало изучено. В данной работе исследовались несколько видов латерализованного поведения. В направлении плавания у всех животных была высокая (>80% дельфины, >99% котики и моржи) степень индивидуального предпочтения. Причем, у котиков и моржей такое предпочтение было связано с полом животных: самцы моржей плавали только по часовой стрелке, самцы котиков – против, самки моржей и котиков плавали по и против часовой стрелки [Behavioural asymmetries..., 2005; Прясллова, 2009]. Похожая ситуация была показана у калифорнийских морских львов [Wells, 2006]: 2 самца плавали только по часовой стрелке, а 5 самок – против. Степень предпочтения направления плавания у них также была высокой ($81 \pm 3\%$). Важно отметить, что на предпочтение направления плавания у северных морских котиков не оказывали влияния присутствие второго котика в том же бассейне и одностороннее прекращение поступления зрительной информации. Причем, последний фактор указывает на то, что направление плавания не определяется предпочтением одного из глаз или полушарий в обработке зрительной информации. Во время П в воде котики, не смотря на существенные различия в

отдельно взятых сутках, в среднем отдыхали равное количество времени на правой и левой стороне, что предполагает одинаковую потребность двух полушарий во сне, если не в отдельных сутках, то в течение определенного периода времени, так как сторона позы покоя на воде у них коррелирует с асимметричным сном [Лямин, 1998]. Во время сна на суше котики часть времени спят асимметрично, при этом межполушарная асимметрия ЭЭГ коррелирует с открыванием глаза, как у дельфинов и некоторых птиц [Rattenborg, 2000], что указывает на сторожевые функции асимметричного сна у котиков.

Все эти данные представляют собой интерес в изучении биологии, экологии и поведенческих адаптаций этих видов. Детальные исследования состояния покоя различных видов млекопитающих играют важную роль в понимании общих механизмов и функций сна не только водных, но и наземных позвоночных. А проявления латерализованного поведения важны в плане изучения механизмов функциональной асимметрии головного мозга.

ВЫВОДЫ

1. Экспериментальное изучение морских млекопитающих позволяет выявить некоторые важные особенности их поведения.

2. Самки афалины и их новорожденные детеныши в течение 1-2 первых месяцев после родов непрерывно плавали, всплывая для вдоха каждые 20-30 секунд. В это время они могли спать только во время плавания.

3. Детеныши афалин даже во время сна на фоне плавания постоянно визуально контролировали свое положение возле матерей, не закрывая глаз, направленный на мать. Матери в большинстве случаев всплывали для вдоха с двумя открытыми глазами.

4. У моржей состояние покоя может быть разделено на спокойный и парадоксальный сон. Количество покоя в воде было значительно ниже, чем на суше. Покой в воде мог протекать на ее поверхности и под водой, лежа на дне, во время коротких задержек дыхания.

5. Дыхание во время спокойного сна на суше у моржей было регулярным, а во время парадоксального сна прерывистым с дыхательными паузами до 160 с. Эпизоды ПС в воде протекали на одной дыхательной паузе.

6. У самок афалин и их детенышей на индивидуальном уровне выявлено предпочтение плавать по кругу против часовой стрелки (80-90% времени).

7. У котиков и моржей было выявлено индивидуальное предпочтение в направлении плавания по кругу. Кроме того, были обнаружены половые

различия: самцы котики плавали против часовой стрелки, самцы моржи – только по часовой стрелке, самки котиков и моржей плавали как по, так и против часовой стрелки. Индивидуальное предпочтение в направлении плавания у котиков не зависело от присутствия другого котика в бассейне и от временного закрывания одного глаза.

8. Котики при усреднении за несколько последовательных суток отдыхали в воде примерно равное количество времени на правой и на левой стороне, однако количество покоя на правой и на левой стороне в отдельно взятых сутках могло существенно отличаться, что предполагает одинаковую потребность двух полушарий головного мозга во сне, если не в каждых отдельных сутках, то в течение определенного периода времени.

9. У котиков во время медленноволнового сна на суше наблюдалась корреляция между межполушарной асимметрией ЭЭГ и состоянием глаз: глаз противоположный более глубоко спящему полушарию большую часть времени был закрыт и реже прикрыт, тогда как глаз противоположный менее глубоко спящему полушарию чаще был открыт или прикрыт. Следовательно, асимметричное состояние глаз во время МС характерно не только для представителей отряда ластоногих, но и некоторых хищных.

СПИСОК ПЕЧАТНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК РФ

1. Behavioral aspects of sleep in bottlenose dolphin mothers and their calves / O.I. Lyamin, **U.P. Pryaslova**, P. Kosenko, J. Siegel // *Physiology & Behavior*. 2007. Vol. 92. P. 725–733.
2. Behavioral sleep in the walrus / **U.P. Pryaslova**, O.I. Lyamin, J. Siegel, L.M. Mukhametov // *Behavioural Brain Res.* 2009. Vol. 201, №1. P. 80-87.
3. Continuous activity in cetaceans after birth / O.I. Lyamin, **U.P. Pryaslova**, V. Lance, J. M. Siegel // *Brief Communications. Nature*. 2005. Vol. 435. P. 1177.
4. **Пряслова Ю.П.** Латерализованное поведение у Северных морских котиков / Ю.П. Пряслова, О.И. Лямин, Л.М. Мухаметов // *Докл. Акад. Наук*. 2009. Т. 425, №5. С.709-712.

Статьи и тезисы, опубликованные в других изданиях

5. Association between breathing pattern and behavior in captive belugas / O. Shpak, A. Shabalina, **J. Pryaslova**, O. Lyamin // 1st International Workshop On Beluga Whale Research, Husbandry and Management in Wild and Captive Environments. 9-11 march 2007. Valencia, Spain. 2007. P. 16.
6. Behavioural asymmetries in the northern fur seals / O.I. Lyamin, **U.P. Pryaslova**, L.M. Mukhametov, J.M. Siegel // 33rd Annual Symposium of European Association for Aquatic Mammals, March 11-14, 2005, Netherlands. P.15.
7. Lateralized Behaviors in the Northern fur seal / **U.P. Pryaslova**, O.I. Lyamin, J. Siegel, L.M. Mukhametov // *Abstr. of the 17th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*, Cape Town, South Africa, 2007. P. 230.
8. **Pryaslova J.** Behavioral sleep in the walrus / J. Pryaslova, O. Lyamin // *Sleep Suppl.* 2006. Vol 29, №0113. P. 37-38.

9. **Pryaslova U.P.** Rest behavior in bottlenose dolphin mothers and calves / U.P. Pryaslova, O.I. Lyamin, J.M. Siegel // The 16th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Dec12-16, 2005, San Diego, USA. 2005. P. 227
10. Sleep and Rest In the Walrus / O.I. Lyamin, **J.P. Pryaslova**, P.O. Kosenko, J.L. Lapiere, L.M. Mukhametov, J.M. Siegel // 34th Annual Symposium of European Association for Aquatic Mammals. Italy, 17-20 March, 2006. P. 14.
11. Study of sleep in a walrus / O.I. Lyamin, P. Kosenko, J. Lapiere, **J. Pryaslova**, A. Vyssotski, H. Lipp, J. Siegel, L. Mukhametov // Sleep. Suppl. 2008. Vol. 31. P. 24-25.
12. Особенности цикла активность-покой новорожденных детенышей китообразных (косаток и дельфинов афалин) и их матерей / О.И. Лямин, Д.М. Зигель, **Ю.П. Пряслова**, О.В. Шпак // Стресс и поведение: тез. докл. 7-й конф. по биол. психиатрии. М., 2003. С.111-112.
13. Поведенческие аспекты сна у детенышей дельфинов-афалин (*Tursiops truncatus*) и их матерей / **Ю.П. Пряслова**, П.О. Косенко, О.И. Лямин, Д.М. Зигель // Морские Млекопитающие Голарктики: тез. докл. на IV междунар. конф. 10-14 сент. 2006. СПб., 2006. С. 431-434.
14. **Пряслова Ю.П.** Латерализованное поведение у северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) / Ю.П. Пряслова, О.И. Лямин, Д.М. Сигал // Морские Млекопитающие Голарктики: тез. на V междунар. конф. Одесса, Украина, 14-18 окт. 2008. С. 333-337.
15. **Пряслова Ю.П.** Состояние глаз у детенышей дельфинов-афалин и их матерей во время покоя и поведенческого сна / Ю.П. Пряслова, О.И. Лямин, Д.М. Сигал // Сон – окно в мир бодрствования. Москва, 8-9 июня 2007: 4-я Российская shk.-конф. С. 87.
16. **Пряслова Ю.П.** Характеристики поведенческого сна у моржа / Ю.П. Пряслова, О.И. Лямин, Л.М. Мухаметов // Сон - окно в мир бодрствования, 21-26 сент. 2005, Ростов-на-Дону, Россия: 3-я Междунар. shk.-конф. 2005. С.87-88.
17. Циркадные ритмы активности и покоя у северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) / О.И. Лямин, **Ю.П. Пряслова**, Л.М. Мухаметов, Д.М. Зигель // Морские Млекопитающие Голарктики: тез. на V междунар. конф. Одесса, Украина, 14-18 Октября 2008 г. С. 337-340.

Подписано в печать 01.06.2009
Формат бумаги 60х84 и доля листа 1/16
Усл. п.л. 1,0 Бумага «Снегурочка» Заказ №57 Тираж 120 «экз.»

ЗАО Компания «Верже»
г. Екатеринбург, ул. Белинского, 182
т.: 257-45-33

$$10 =$$